مجله به‌زراعی نهال و بذر
جلد ۲-۳۴، شماره ۲، سال ۱۳۹۷

واکنش‌های فیزیولوژیکی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در برخی از ارقام انگور در شرایط تنش گرما

Physiological Responses and Antioxidant Enzymes Activity in Some Grapevine Cultivars under Heat Stress Conditions

محمدجواد کرمی[1] و سعید عشقی[2]

۱- استادیار، بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان فارس، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، زرقان، ایران
۲- استاد، بخش گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۹/۲۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۳/۱۰

چکیده

کرمی، م. ج.، و عشقی، س. ۱۳۹۷. واکنش‌های فیزیولوژیکی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در برخی از ارقام انگور در شرایط تنش گرما. **مجله به‌زراعی نهال و بذر ۲-۳۴:** ۱۸۹- ۱۷۱.

به دلیل توسعه کاشت انگور در مناطق گرم در سال‌های اخیر، بررسی واکنش ارقام انگور به تنش گرما به منظور غربالگری و گزینش ارقام متحمل به گرما ضروری است.این پژوهش با هدف تعیین نقش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان شامل: کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در فرآیند تحمل گرما در شش رقم انگور تجاری در شرایط تنش گرما (۱ ± ۴۵درجه سلسیوس) در موستان در سال‌های ۹۳-۱۳۹۰ در منطقه نیمه گرمسیر قیر در استان فارس انجام شد. شاخص‌های فیزیولوژیکی شامل: محتوای کل کلروفیل، کلروفیل a، کلروفیل b و فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) برگ نیز بررسی شدند. نتایج نشان داد که آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز فعالیت بالایی در تاک‌ها در مقابل تنش گرما داشتند. در شرایط یکسان تنش گرما بیشترین فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز در تاک‌های فلیم‌سیدلس و رطبی در مقایسه با سایر ارقام مشاهده شد. مقدار بیشتر محتوای کل کلروفیل، کلروفیل a و کلروفیل b با نسبت بالای Fv/Fm برگ همراه بود و مقدار آنها در رقم فلیم‌سیدلس و بعد از آن در رقم رطبی مشاهده شد. نتایج نشان داد رقم فلیم‌سیدلس و پس از آن رقم رطبی از سایرارقام واجد شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مرتبط با سازگاری به شرایط تنش گرما بودند. همخوانی این نتایج با آزمایش مزرعه‌ای قبلی که درآن بالاترین عمکرد را در شرایط تنش گرما برای ارقام رطبی و فلیم سیدلس گزارش شده بود، قابلیت بررسی صفات فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان برای تعیین و غربالگری ارقام متحمل به تنش گرما را نشان داد.

واژه‌های کلیدی: انگور رطبی، انگور فلیم‌سیدلس، پراکسیداز، تحمل گرما، کاتالاز.

نگارنده مسئول: jkarami299@yahoo.com تلفن: ۰۷۱۴۱۶۵۳۱۱۶

مقدمه

انگور یکی از محصولات باغی و اقتصادی مهم است که در سال‌های اخیر به دلیل نیاز آبی کم و بحران کم‌آبی کشت آن در مناطق نیمه‌گرمسیر ایران گسترش یافته است. معمولاً در این مناطق، تاک‌ها با درجه حرارت‌های بالا مواجه می‌شوند. اقلیم و عملیات تاکداری به شدت رشد و تکامل انگور را تحت تاثیر قرار می‌دهند (De Orduna, 2010; Koyama *et al.*, 2012).

درجه حرارت بهینه در گونه‌ها و ارقام انگور متفاوت و برای ارقام پینوت نویر (Pinot Noir)، شاردونای (Chardonnay)، و کابنه‌سونیون (Cabernet Sauvignon) از گونه *Vitisvinifera* ۳۰ درجه سلسیوس در روز و ۲۵ درجه سلسیوس در شب گزارش شده است (Kadir, 2006). اما در بسیاری از مناطق تاکداری جهان درجه حرارت هوا در اواسط روز به ۴۰ درجه سلسیوس می‌رسد و در برخی مناطق ممکن است به‌۴۵ درجه سلسیوس هم برسد (Jones *et al.*, 2005; Salazar-Parra *et al.*, 2010).

بعد از تشکیل میوه معمولاً درجه حرارت بالا برای ساخت متابولیت‌های ثانویه شامل ترکیبات فنلی و معطر نامناسب است (Schultz 2000; Spayd*et al.*, 2002; Mori *et al.*, 2007). هم‌چنین درجه حرارت بالا تجمع قندها را تحریک می‌کند و در کیفیت میوه تأثیر دارد (Rienth*et al.*, 2016).

تنش گرما برفتوسنتز که حساس‌ترین فرایند فیزیولوژیک گیاهان است اثر منفی دارد و قبل از اینکه سایر علائم تنش گرما ظاهر شود می‌تواند آن را متوقف کند (Salvucci and Crafts-Brandner, 2004). هم‌چنین درجه حرارت‌های بالاتر از حد بهینه آثار منفی بر رفتار فیزیولوژیک انگور دارد و می‌تواند فرایندهای متعدد فیزیولوژیکی این گیاه را تحت تأثیر قرار دهد (Greer and Weston, 2010). بنابراین دستیابی به ارقام انگور متحمل به گرما دارای سازکارهای دفاع فیزیولوژیکی مؤثر در مقابل تنش گرما ضرورت دارد.

تبادلات گازی و فلورسانس کلروفیل ارقام مختلف انگور تحت شرایط مختلف تنش گرما متفاوت است و نتایج پژوهش‌های انجام شده نشان دهنده وجود حساسیت متفاوت ارقام انگور در مقابل تنش‌گرما می‌باشد (Kadir, 2006; Kadir *et al.*, 2007). بنابراین کاشت ارقام انگور دارای تحمل بالا به تنش گرما را می توان به عنوان یک عامل کلیدی در سازگاری به شرایط تنش گرما در نظر گرفت.

برخی ارقام ممکن است تحمل بیشتری در مقابل درجه حرارت بالا نسبت به سایر ارقام داشته باشند (Moutinho-Pereira *et al.*, 2007). بنابراین ضرورت دارد که ارقام متحمل به گرما شناسایی شوند. بررسی در زمینه صدمات ناشی از گرما به گیاهان یا بافت‌های گیاهی در شرایط گرمای

زیاد، قدمی مهم در رسیدن به این هدف است که این امر نیازمند شناسایی صفات کلیدی مرتبط با تحمل در مقابل گرما است.

فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) ابزار مفیدی برای مطالعه اثر تنش‌های محیطی بر روی گیاهان است زیرا در اغلب موارد، فتوسنتز در بسیاری از گیاهان از جمله انگورتحت انواع تنش‌ها از قبیل تنش خشکی، تنش گرما، کمبود عناصر غذایی، آلاینده‌های محیطی و حمله آفات و بیماری‌ها کاهش می‌یابد (Lang *et al.*, 1998). حساسیت فلورسانس کلروفیل برگ‌های انگور به شدت تحت شرایط اقلیمی قرار می‌گیرد (Zsofi *et al.*, 2009). فعالیت فتوسیستم II (PSII) در انگور در شرایط تنش گرما به شدت کاهش می‌یابد و یا متوقف می‌شود (Kadir, 2006; Karami *et al.*, 2017a). بنابراین بررسی کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در انگور می‌تواند به عنوان یک شاخص مهم برای تعیین میزان تحمل ارقام به تنش گرما در نظر گرفته شود.

تخریب و کاهش کلروفیل برگ با تنش محیطی ارتباط مستقیم دارد (Hendry and Price, 1993). تنش گرما در انگورموجب کاهش رنگدانه‌های فتوسنتزی می‌شود (Karami*et al.*, 2017b; Xu*et al.*, 2014). بنابراین بررسی وضعیت کلروفیل برگ نیز می‌تواند به عنوان یک شاخص مناسب برای بررسی اثر تنش‌های محیطی در گیاهان مورد استفاده قرار گیرد.

معمولاً از بررسی صفات زراعی و عامل‌های رشد نیز برای تعیین سازگاری ارقام انگور به شرایط تنش‌های محیطی، بویژه تنش گرما استفاده می‌شود. در یک پژوهش صفات باغی از قبیل تاریخ شکفتن جوانه، زمان رسیدن میوه، تعداد خوشه، متوسط وزن خوشه، میانگین وزن حبه، میانگین طول و عرض حبه، مقدار مواد جامد محلول میوه (TSS) سازگاری ارقام انگور به شرایط گرم منطقه نیمه گرمسیر داراب بررسی شدند(Karami *et al.*, 2016). نتایج نشان داد که همه ارقام سازگاری خوبی به شرایط منطقه داشتند. یاقوتی کمترین عملکرد و رطبی بیشترین عملکرد را داشتند. یاقوتی زودرس ترین و بعد از آن رقم پرلت بود اما سایر ارقام تاریخ رسیدن مشابهی داشتند. در نهایت ارقام رطبی، فلیم سیدلس و پرلت به عنوان ارقام با عملکرد بالا و سازگار به منطقه و رقم یاقوتی به عنوان تولید میوه نوبرانه برای این منطقه توصیه شدند.

علاوه بر موارد فوق، به دلیل وجود رابطه بین برخی صفات بیوشیمیایی و فیریولوژیک با تحمل به تنش‌های محیطی، بررسی این صفات نیز برای تعیین واکنش ارقام به انواع تنش‌های محیطی مورد توجه پژوهشگران از جمله اهداف این پژوهش می باشد.

پاسخ سیستم‌های آنزیم آنتی‌اکسیدان در انگور یکی از مهم‌ترین سازکارهای سازگاری به محیط است (Carvalho *et al.*, 2015b).

نقش این سیستم‌های آنزیمی برای ایجاد تحمل به شرایط دشوار محیطی بویژه تنش گرمایی در انگور گزارش شده است (Carvalho *et al*., 2015a). در ارقام مختلف انگور سطوح متفاوتی از تحمل به تنش گرما وجود دارد. این ویژگی به طور مستقیم با انعطاف پذیری ارقام انگور در هم ایستایی آنتی‌اکسیدان آنها مرتبط است.

برخی از ارقام انگور سطح پایه متابولیت های آنتی اکسیدان خود را در حد پایین نگه می دارند، بنابراین در زمان شروع تنش گرما مجبور هستند که این متابولیت‌ها را بسازند. این ارقام نسبت به ارقامی که متابولیت‌های آنتی اکسیدان خود را در سطح پایه بالاتر نگه می دارند، واکنش کندتری در برابر تنش گرما دارند (Carvalho *et al*., 2015a).

آنزیم‌های دفاع آنتی‌اکسیدان از قبیل سوپراکسید دیسموتاز (Superoxide dismutase = SOD)، کاتالاز (Catalase = CAT)، آسکوربات پراکسیداز (Ascorbate peroxidase = APX) و پراکسیداز (Peroxidase = POD) سامانه‌هایی هستند که غلظت سوپراکسید و پراکسید هیدروژن را به حداقل می‌رسانند (Tanaka, 1994). اکسیژن منفرد (O_2) و هم‌چنین پراکسید هیدروژن (H_2O_2) در برگ‌های انگور قرار گرفته در معرض تنش گرما و هم چنین سایر تنش‌ها، مانند تنش عناصر ریزمغذی مانند بیش‌بود عنصر بور، تولید می‌شوند (Carvalho *et al*., 2015b; Gunes *et al*., 2006).

گزارش شده است که در انگورهای قرار گرفته در معرض تنش گرما فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD) برای جمع‌آوری O_2^- بیشتر می‌شود (Carvalho *et al*., 2015a). بنابراین آنتی‌اکسیدان‌ها را می‌توان به عنوان خط مقدم سامانه دفاعی گیاهان در مقابل خسارت رادیکال‌های آزاد در نظر گرفت. البته نوع و میزان فعالیت این آنزیم‌ها به نوع تنش تجربه شده بستگی دارد. بنابراین لازم است این موضوع در مورد ارقام انگور در شرایط تنش گرما بررسی شود.

این پژوهش با هدف تعیین نقش برخی از آنزیم‌های آنتی اکسیدان در تحمل به گرما در ارقام مختلف انگور و بررسی توانایی تحمل به گرما در تعداد شش رقم انگور تجاری در شرایط تنش گرما شدید با استفاده از برخی شاخص‌های فیزیولوژیکی انجام شد. هدف نهایی بررسی امکان غربالگری اولیه برای انتخاب رقم یا ارقام مناسب برای انجام آزمایش‌های تکمیلی سازگاری ارقام در مناطق نیمه‌گرمسیر و در برنامه‌های به‌نژادی این محصول بود.

مواد و روش‌ها

آزمایش در منطقه نیمه‌گرمسیر قیر در جنوب استان فارس با طول جغرافیایی ۵۳ درجه و

۴۳ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۲۸ درجه و ۲۸ دقیقه شمالی و ۷۱۰ متر ارتفاع از سطح دریا انجام شد. مشخصات اقلیمی فصل رشد در محل آزمایش در جدول ۱ ارائه شده است.

در این پژوهش، از چهار رقم انگور استان فارس شامل رطبی، عسکری، منقا و یاقوتی و دو رقم خارجی شامل فلیم‌سیدلس (Flame Seedless) و پرلت (Perlette) استفاده شد. بررسی روی تاک‌های انگور سه ساله با فاصله کاشت ۳ × ۲ در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار و تعداد سه تاک در هر واحد آزمایشی انجام شد.

در اسفند ۱۳۹۰ قلمه‌های ریشه‌دار ارقام مورد نظر در یک قطعه زمین در منطقه قیر کاشته شدند و در سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳ یادداشت‌برداری‌های لازم بر روی تاک‌های جوان که با روش پاچراغی تربیت و با روش قطره‌ای آبیاری شدند انجام شد.

در زمان اندازه‌گیری پارامترهای مورد نظر، شدت نور محیط ۱۵۴۸ میکومول فوتون در مترمربع در ثانیه بود. بافت خاك لوم سیلتی، اسیدیته (pH) آب آبیاری ۷/۶ و شوری آن ۱/۵۵۴ دسی‌زیمنس بر متر بود. یاداشت‌برداری و نمونه گیری‌های مورد نظر از هر تاک برای آزمایش در گرمترین ماه سال یعنی مرداد ماه و در گرمترین ساعت روز (ساعت ۱۳) انجام شد که در این شرایط درجه حرارت هوا ۱ ± ۴۵ درجه سلسیوس بود.

اندازه‌گیری حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II بر اساس شاخص فلورسانس کلروفیل Fv/Fm و سایر یادداشت‌برداری‌ها از قبیل نمونه‌گیری برگ برای اندازه‌گیری مقدار کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در مدت دو سال به ترتیب در اوسط مرداد سال‌های ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳ انجام شد.

محتوای کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل برگ‌ها با روش استفاده از دی‌متیل‌سولفوکساید (Dimethyl sulfoxide = DMSO) معرفی شده توسط هیسکوکس و ایسرایستام (Hiscox and Israeistam, 1979) و با استفاده از رابطه‌های شواف و لیوم (Shoaf and Lium, 1976) محاسبه شدند.

اندازه‌گیری شاخص فلورسانس کلروفیل Fv/Fm

حداقل فلورسانس (F0)، حداکثر فلورسانس(Fm) ، فلورسانس متغیر (Fv) و کلروفیل فلورسانس (Fv/Fm) اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل Fv/Fm یا حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II برگ‌ها از دستگاه فلورسانس‌سنج مدل OS-30p ساخت کشور آمریکا استفاده شد. به منظور سازگاری برگ به شرایط تاریکی و جلوگیری از فلورسانس، بر روی برگ چهارم هر یک از تاک‌ها یک گیره مخصوص به مدت ۱۵ دقیقه قرار داده شد،

جدول ۱- برخی پارامترهای هواشناسی (میانگین پنج ساله) منطقه قیر در شش ماه اول سال‌های ۱۳۹۳-۱۳۸۹

Table 1. Some meteorogical parameters (average of five years) of Qir region during the first half of 2010-2014

Meteorogical parameter	پارامتر هواشناسی	فروردین Mar.-Apr.	اردیبهشت Apr.-May.	خرداد May.-June	تیر June-July	مرداد July-Aug.	شهریور Aug.-Sep.
Mean temperature (ºC)	میانگین دما	21.5	28.9	34.6	37.1	36.8	34.2
Absolute maximum temperature (ºC)	بیشینه دما	37.8	41.2	45.6	47.5	46.5	43.8
Mean maximum temperature (ºC)	میانگین دمای بیشینه	28.0	36.0	42.1	44.3	43.7	41.3
Absolute minimum temperature (ºC)	کمینه مطلق دما	10.0	16.6	22.8	26.5	27.0	23.8
Mean minimum temperature (ºC)	میانگین دمای کمینه	15.0	21.8	27.1	29.8	30.0	27.1
Mean relative humidity (%)	میانگین رطوبت نسبی	42.2	29.3	22.5	24.3	29.7	29.5
Minimum relative humidity (%)	کمینه رطوبت نسبی	26.3	15.3	11.8	13.7	17.2	14.0
Maximum relative humidity (%)	بیشینه رطوبت نسبی	58.3	43.3	33.2	35.0	42.2	45.0
Rainfall (mm)	میانگین بارندگی	28.3	5.9	0.0	1.9	0.1	0.7

Reference: Qir climatology website.

منبع: وب سایت هواشناسی قیر.

سپس با استفاده از دستگاه فلورسانس‌سنج مقدار فلورسانس هر برگ ثبت شد.

استخراج عصاره برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی

برای تهیه ۱۰۰ میلی‌لیتر بافر فسفات پتاسیم ۵۰ میلی مولار با pH برابر هفت مقدار ۶۲ میلی گرم فسفات پتاسیم مونوبازیک، ۷۸۶ میلی گرم فسفات پتاسیم دی بازیک، ۷۵ میلی گرم NaEDTA (۲ میلی مولار NaEDTA)، یک گرم PVP (۱٪ PVP) در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر بخوبی حل شدند. از این بافر برای عصاره‌گیری آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز استفاده شد. به عصاره استخراج شده برای آنزیم آسکوربات پراکسیداز، علاوه بر موارد فوق اسید آسکوربیک با غلظت دو میلی‌مولار نیز اضافه شد.

برای عصاره‌گیری ابتدا ۳۳۰ میلی‌گرم نمونه برگ در نیتروژن مایع کاملاً خرد شد. سپس دو میلی‌لیتر بافر فوق به آن اضافه شد و در داخل هاون چینی کاملاً یکنواخت شد. مخلوط حاصل در میکروتیوب به مدت ۱۰ دقیقه با ۱۰ هزار دور در دقیقه سانتریفیوژ شد و پس از آن فاز بالایی برای قرائت فعالیت آنزیم‌ها جدا شدند و تا زمان اندازه‌گیری داخل یخچال ۸۰- درجه سلسیوس نگهداری شدند.

اندازه گیری فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان

فعالیت تعدادی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در واکنش به تنش گرمای اعمال شده اندازه‌گیری شدند. آنزیم‌های مورد نظر شامل کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز بودند. برای اندازه‌گیری آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، از برگ‌های چهارم تا پنجم بالای شاخه هر تاک برداشت و اتیکت گذاری شد و در داخل فویل آلومینیوم پیچیده و در فلاسک نیتروژن مایع قرارداده شدند. نمونه‌ها تا زمان اندازه‌گیری آنزیم‌های مورد نظر در داخل فریزر با دمای ۸۰- درجه سلسیوس نگهداری شدند.

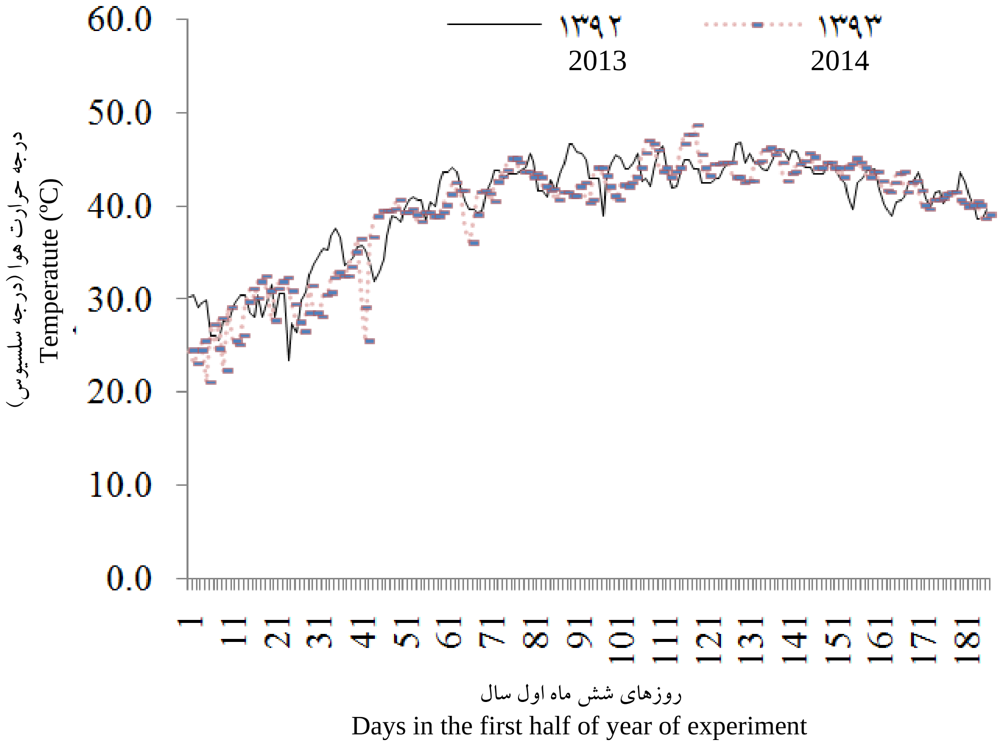
اندازه‌گیری فعالیت کاتالاز بر اساس کاهش جذب در طول موج ۲۴۰ نانومتر به دنبال تجزیه H_2O_2 بود و برای اندازه‌گیری میزان فعالیت این آنزیم و آنزیم پراکسیداز از روش چانس و ماهلی (Chance and Maehly, 1955) استفاده شد. در این روش اکسیداسیون گوایگول با تعیین افزایش در مقدار جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری شد.

برای اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم سوپراکسیددیسموتاز از روش جیانوپلیتیس و رایس(Giannopolitis and Ries, 1977)، استفاده شد. اندازه‌گیری بر اساس توانایی آنزیم SOD در متوقف کردن احیای فتوشیمیایی نیتروبلوتترازولیوم (NBT) توسط رادیکال‌های سوپراکسید در حضور ریبوفلاوین در نور

صـورت گرفـت. بـرای تعیـین فعالیـت آنـزیم آسکوربات پراکسیداز از روش ناکـانو و آسـادا (Nacano and Asada, 1981) اسـتفاده شـد. اندازه‌گیری این آنزیم به دنبال کاهش در مقدار آسـکوربات و تغییـر جـذب در طـول مـوج ۲۹۰ نانومتر انجام شد.

نتایج و بحث

ارقام انگور این پژوهش در منطقـه گـرم قیـر معمولاً در طـول فصـل رشـد در معـرض درجـه حرارت‌های بالا و تنش گرما قـرار مـی‌گیرنـد. در سال‌های ۱۳۹۲و ۱۳۹۳ بترتیب از کـل روزهـای فصل رشد حدود ۷۹٪ و ۷۸٪ آن (یعنـی حـدود ۱۶۶ روز فصـل رشـد)، درجـه حـرارت محـیط بالای ۳۵ درجـه سلسـیوس و حـدود ۶۷٪ و ۶۵٪ کـل روزهـای فصـل رشـد (حـدود ۱۳۹ روز)، درجه حرارت محیط بالای ۴۰ درجه سلسـیوس و حدود ۱۲٪ و ۱۰٪ کـل روزهـای فصـل رشـد درجـه حرارت بـالای ۴۵ درجـه سلسـیوس بـود. حـداکثر درجـه حـرارت هـوا در طـول دو سـال آزمایش بترتیب ۴۶/۸ و ۴۸/۶ درجـه سلسـیوس بود (شکل ۱). در حالیکه دمای بهینه رشد بـرای انگـور ۲۵ تا ۳۰ درجـه سلسـیوس گـزارش شـده است (Keller, 2015).



شکل ۱- میانگین بیشینه دمای روزانه هوا در منطقه قیر در دو فصل رشد (از فروردین تا شهریور، ۱۳۹۲ و ۱۳۹۳). منبع: وب سایت هواشناسی قیر

Fig. 1. Mean of maximum daily temperature of Qir region during two grapevine growing season (April to September, 2013 and 2014). (Reference: Qir climatology website)

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر گرما بر مقدار کلروفیل a، کلروفیل b، و کلروفیل کل، حداقل فلورسانس (F0)، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (ارائه نشده است). اما اثر گرما بر حداکثر فلورسانس (Fm) در ارقام انگور این آزمایش معنی‌دار نبود.

محتوای انواع کلروفیل برگ نیز در انگورهای مختلف در شرایط تنش گرما متفاوت بود. مقدار کلروفیل کل در ارقام فلیم‌سیدلس، رطبی و پرلت بیشتر بود. مقدار کلروفیل a نیز در ارقام فلیم‌سیدلس و رطبی بیشتر بود و بیشترین مقدار کلروفیل b در رقم فلیم‌سیدلس مشاهده شد (جدول ۲).گزارش شده است که مقدار کلروفیل برگ در انگور پینوت نویر (Pinot Noir) که یک رقم متحمل به گرما است (Kadir, 2006) از کلروفیل برگ انگور یک رقم حساس به گرما مانند انگور سین‌تیانا (Cinthiana) بیشتر و نشانه کارایی بیشتر رنگدانه‌های گیرنده نور در این رقم نسبت به انگور سین‌تیانا بود (Candolifi-Vasconcelos and Koblet, 1991).

نتایج پژوهش حاضر در مورد پایین بودن محتوای انواع کلروفیل در ارقام عسکری، منقا، یاقوتی و تاحدودی پرلت (جدول ۲) که نشان‌دهنده پایین بودن کارایی رنگدانه‌های دریافت نور و درنهایت کاهش فتوسنتز این ارقام نسبت به ارقام رطبی و فلیم‌سیدلس می‌باشد با نتایج کاندولیفی واسکونسلوس و کوبلت (Candolifi-Vasconcelos and Koblet, 1991) مطابقت داشت.

کلروفیل برگ یک عامل مهم و تعیین کننده ظرفیت فتوسنتزی در گیاهان است. همچنین گزارش شده است که جهش‌یافته‌های گیاه برنج فاقد کلروفیل b نسبت به انواع وحشی این گیاه (دارای کلروفیل b) در مقابل تنش گرما حساس تر بودند (Lin *et al*., 2005). این موضوع به اهمیت نگهداری و حفظ سنتز کلروفیل b برای تحمل تنش گرما اشاره می‌کند و نشان می‌دهد که محتوای کلروفیل b برگ با دخالت در واکنش فتوسنتزی ارقام می‌تواند در بالا بودن تحمل گیاهان در مقابل تنش گرمایی مؤثر باشد.

در تأیید این موضوع، در ارقام انگوری که بیشترین نسبت Fv/Fm را داشتند یعنی ارقام فلیم‌سیدلس و رطبی بیشترین مقدار کلروفیل b مشاهده شد (جدول ۲). نتایج این پژوهش با نتایج لین و همکاران(Lin *et al*., 2005) مطابقت داشت. این یافته‌ها دلالت بر این دارد که ارقام انگور فلیم‌سیدلس، رطبی و تا حدودی پرلت توانایی بیشتری در حفظ سنتز کلروفیل b و در مقایسه با سایر ارقام تحمل بیشتری در مقابل تنش گرما منطقه داشتند. این نتایج با گزارشات قبلی مبنی بر بالا بودن تحمل گرمایی ارقام انگور فلیم‌سیدلس و رطبی در مقابل تنش گرما ۴۵ درجه سلسیوس در شرایط تاکستان در منطقه داراب در جنوب استان فارس مطابقت داشت (Karami*et al*., 2016).

جدول ۲- مقایسه میانگین صفات فیزیکوشیمیایی ارقام انگور در شرایط گرما در منطقه قیر در استان فارس، ایران

Table 2. Mean comparison of physic-chemical characteristics of grapevine cultivars under high temperature conditions in Qir region in Fars, Iran

		Physico-chemical characteristics خصوصیات فیزیکوشیمیایی					
Cultivars	ارقام	حداقل فلورسانس F_0	حداکثر فلورسانس Fm	کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II Fv/Fm	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم وزن تر) Chlorophyll a ($mg.g^{-1}FW$)	کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر) Chlorophyll b ($mg.g^{-1}FW$)	کلروفیل کل (میلی‌گرم بر گرم وزن تر) Total chlorophyll ($mg.g^{-1}FW$)
Rotabi	رطبی	105.3 ± 4.3c	352.8 ± 36	0.744 ± 0.02a	0.55 ± 0.03a	0.20 ± 0.02ab	0.75 ± 0.03a
Askari	عسکری	135.8 ± 13.5a	444.8 ± 61	0.687 ± 0.01ab	0.45 ± 0.01ab	0.14 ± 0.01c	0.59 ± 0.04b
Monagha	منقا	117.3 ± 4.4abc	350.0 ± 38	0.645 ± 0.04b	0.40 ± 0.01c	0.12 ± 0.01c	0.53 ± 0.01b
Flame Seedless	فلیم‌سیدلس	113.0 ± 2.4bc	453.0 ± 43	0.748 ± 0.03a	0.54 ± 0.01a	0.22 ± 0.01a	0.76 ± 0.02a
Perlette	پرلت	102.3 ± 10.7c	360.0 ± 53	0.701 ± 0.02ab	0.49 ± 0.02ab	0.19 ± 0.01b	0.69 ± 0.02a
Yaghooti	یاقوتی	131.5 ± 3.6ab	434.3 ± 24	0.688 ± 0.03ab	0.42 ± 0.05b	0.15 ± 0.01c	0.57 ± 0.01b

میانگین‌هایی، در هر ستون، که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند براساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, followed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability level- using Duncan's Multiple Range Test.

با توجه به نتایج این پژوهش، بیشترین کارآیی فتوشیمیایی فتوسیستم II (Fv/Fm) در رقم فلیم‌سیدلس (۰/۷۴۸) و پس از آن در رقم رطبی (۰/۷۴۵) مشاهده شد (جدول ۲).تنش‌های محیطی موجب افزایش F0 و کاهش Fv/Fm می‌شوند که نشان دهنده گسستگی رنگدانه‌های برداشت نور از مجموعه فتوسیستم II (PSII) می‌باشد و منجر به کاهش کارایی فتوشیمیایی این سیستم می‌شود (Kitao*et al*., 2000; Wise *et al*., 2004). در این پژوهش نیز مقدار فلورسانس آغازین (F0) در ارقام عسکری، منقا و یاقوتی بیشتر بود و کاهش Fv/Fm نیز در ارقام فلیم‌سیدلس و رطبی کمتر مشاهده شد (جدول ۲).

قضاوت در مورد تعیین بیشینه کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در گیاهان با اندازه‌گیری Fv/Fm انجام می‌شود (Kitajima and Butler, 1975; Björkman and Demmig, 1987). گزارش شده است که در گونه‌های درختان مناطق معتدله نیمکره شمالی درصورتیکه نسبت Fv/Fm در محدوده ۰/۸۳۰ تا ۰/۷۶۰ باشد کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در محدوده عالی قرار دارد و اگر این مقدار در محدوده ۰/۷۰۰ تا ۰/۷۶۰ باشد یعنی کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در محدوده خوب قرار دارد (DeEll and Toivonen, 2003).

در این پژوهش تفاوت‌های زیادی در میان ارقام انگور مورد مطالعه در ارتباط با Fv/Fm در طول دوره تنش گرما مشاهده شد (جدول ۲). بطوریکه Fv/Fm در ارقام فلیم‌سیدلس و رطبی به ترتیب با مقدار ۰/۷۴۸ و ۰/۷۴۴ در محدوده مناسب یا خوب قرار گرفتند و نشان‌دهنده قابلیت تحمل بالاتر این دو رقم در برابر تنش گرمای منطقه بود. اگرچه نسبت Fv/Fm در رقم پرلت در حدود ۰/۷۰۱ بود (جدول ۲). اما به دلیل نزدیکتر بودن Fv/Fm این رقم به آستانه نامناسب، نمی‌توان آنرا در گروه ارقام متحمل به گرما قرار داد. چون نسبت Fv/Fm آن بیشتر از سه رقم دیگر بود شاید بتوان رقم پرلت را به عنوان یک رقم با تحمل متوسط به تنش گرمایی در نظر گرفت.

نتایج آزمایش انجام شده در داراب که صفات باغی ارقام انگور در شرایط تنش گرمایی مورد بررسی قرار گرفت، رقم پرلت نیز بعد از ارقام فلیم سیدلس و رطبی قرار گرفت (Karami, 2016). یعنی نتایج بررسی صفات فیزیولوژیک با نتایج بررسی صفات باغی در شرایط تنش گرمایی همخوانی بسیار زیادی داشتند.

ارتباط بیشتر کاهش فتوسنتز ارقام انگور در شرایط تنش گرما با شاخص فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) در مقایسه با هدایت روزنه‌ای و هم چنین ارتباط نزدیک شاخص فلورسانس کلروفیل و محتوای بالای کلروفیل برگ با افزایش تحمل به گرما در ارقام انگور گزارش شده است (Kadir, 2006). نتایج این پژوهش نیز به دلیل وجود کارایی فتوشیمیایی

فتوسیستم II بیشتر و محتوای بالاتر انواع کلروفیل برگ در ارقام فلیم‌سیدلس و رطبی (جدول ۲) با نتایج کدیر (Kadir, 2006) مطابقت داشت.

فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام مختلف انگور این آزمایش در شرایط تنش گرما متفاوت و در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود (ارائه نشده است). فعالیت این آنزیم در ارقام رطبی و پرلت بیشتر بود (جدول ۳). تفاوت معنی دار در فعالیت آنزیم کاتالاز بین تاک‌های آزمایشی نشان داد که کاتالاز می تواند نقش مهمی در حفاظت گیاهان در شرایط تنش گرمایی داشته باشد (جدول ۳). زیرا کاتالاز آنزیم اصلی جمع‌آوری کننده H_2O_2 در تمامی موجودات زنده هوازی می‌باشد.

اثر تنش بر روی فعالیت آنزیم کاتالاز بر اساس نوع تنش، و گونه گیاهی متفاوت است. کاهش در فعالیت کاتالاز در گیاهان در معرض تنش حرارتی کوتاه مدت در گونه‌های مختلف گیاهان (Sato *et al*., 2001). برخی از مطالعات دیگر افزایش در فعالیت کاتالاز در واکنش به تنش گرمای کوتاه مدت را گزارش کردند و بعد از طولانی شدن دوره تنش گرما کاهش در مقدار فعالیت این آنزیم نیز مشاهده شده است (He *et al*., 2005).

فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام رطبی، پرلت و بعد از آنها فلیم‌سیدلس که کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II بالایی داشتند نسبت به سایر ارقام بالاتر بود (جدول ۳). این نتایج نشان می‌دهد که ممکن است فعالیت بیشتر کاتالاز در این ارقام با افزایش تولید H_2O_2 ناشی از تنش گرما مرتبط باشد. زیرا افزایش در فعالیت کاتالاز در اثر تنش گرما در سایر گونه‌های گیاهی مانند گندم نیز مشاهده شده است (Almeselmani*et al*., 2006; Sairam *et al*., 2000).

بالابودن نسبی فعالیت کاتالاز در تاک‌های یاقوتی از یک طرف (جدول ۳) و بالا بودن کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II این رقم نسبت به ارقام منقا و عسکری از طرف دیگر (جدول ۲) می‌تواند نشان‌دهنده نقش آنزیم کاتالاز در افزایش کارایی این رقم در شرایط تنش گرما در مقایسه با ارقام عسکری و منقا باشد.

فعالیت آنزیم پراکسیداز نیز در ارقام مختلف انگور در شرایط تنش گرمایی متفاوت و در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود (ارائه نشده است). بیشترین فعالیت آنزیم پراکسیداز در رقم فلیم‌سیدلس و پس از آن در ارقام رطبی و پرلت مشاهده شد (جدول ۳)، از طرف دیگر بیشترین کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II به همین ترتیب در این ارقام مشاهده شد (جدول ۲). این نتایج نشان داد که فعالیت این آنزیم در ارقام متحمل به تنش گرمایی بیشتر از سایر آنزیم‌ها بود و این آنزیم بیشترین نقش را در افزایش تحمل به گرما در ارقام این پژوهش داشت.

جدول ۳- فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ارقام انگور در شرایط گرمای در منطقه قیر در استان فارس، ایران

Table 3. Antioxidant enzymes activity of grapevine cultivars under high temperature conditions in Qir region in Fars, Iran

		Antioxidant enzymes activity			
		کاتالاز Catalase ($mM^{-1}Cm^{-1}FW$)	پراکسیداز Peroxidase ($mM^{-1}Cm^{-1}FW$)	آسکوربات پراکسیداز Ascorbate peroxidase ($mM^{-1}Cm^{-1}FW$)	سوپراکسید دیسموتاز (واحد در هر گرم برگ تازه) Superoxide dismutase (unit per g Fw)
Rotabi	رطبی	0.598 ± 0.006a	118.3 ± 2.2b	4.13 ± 0.027ab	91.0 ± 2.7a
Askari	عسکری	0.291 ± 0.002c	95.0 ± 1.1c	4.60 ± 0.35a	41.5 ± 1.1c
Monagha	منقا	0.330 ± 0.017c	59.6 ± 0.8d	1.48 ± 0.05d	27.1 ± 0.9d
Flame Seedless	فلیم‌سیدلس	0.443 ± 0.017b	140.0 ± 0.9a	3.10 ± 0.10c	49.1 ± 2.2b
Perlette	پرلت	0.576 ± 0.011a	121.9 ±1.4b	3.95 ± 0.16b	20.3 ± 0.8e
Yaghooti	یاقوتی	0.414 ± 0.070b	47.9 ± 0.5e	2.93 ± 0.02c	95 ± 2.4a

میانگین‌هایی، در هر ستون، که دارای حداقل یک حرف مشترک می‌باشند براساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Means, in each column, fallowed by at least one letter in common are not significantly different at the 5% probability level- using Duncan’s Multiple Range Test.

فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ارقام انگور در شرایط تنش گرمایی قیر متفاوت و در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود (ارائه نشده است). بیشترین فعالیت این آنزیم در رقم عسکری مشاهده شد (جدول ۳). فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در ارقام مختلف متفاوت بود و تفاوت فعالیت آن با میزان تحمل یا حساسیت ارقام به گرما متناسب نبود. بطوریکه بیشترین فعالیت این آنزیم در رقم عسکری که یک رقم حساس به گرما بود و بعد از آن در رقم رطبی با تحمل نسبی بالا به تنش گرما مشاهده شد و در رقم فلیم‌سیدلس با تحمل گرمای بالا فعالیت آن خیلی پایین بود (جدول ۳). این نتایج نشان داد که آنزیم آسکوربات پراکسیداز نسبت به سه آنزیم دیگر کمترین نقش را در تحمل انگور به تنش گرما دارد.

فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در ارقام انگور در شرایط تنش گرما متفاوت و در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار بود (ارائه نشده است). رقم یاقوتی بیشترین فعالیت این آنزیم را داشت و پس از آن رقم رطبی قرار گرفت (جدول ۳). افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان متحمل به گرما در شرایط گرمای بالا و در گیاهان متحمل به سرما در شرایط سرمای پایین گزارش شده است (Lu *et al*., 2008). این گزارش نشان می‌دهد که سوپراکسید دیسموتاز یک آنزیم مؤثر در سازگاری گیاهان به شرایط سخت یا شرایط تنش‌های محیطی است.

در این پژوهش چون تیمار شاهد یعنی گیاهان قرار گرفته در شرایط محیطی بهینه رشد نداشتیم نمی‌توان در مورد میزان افزایش این آنزیم نسبت به شرایط بهینه رشد اظهار نظر کرد اما میزان فعالیت آن در ارقام مختلف در شرایط تنش متفاوت بود (جدول ۳). بالا بودن فعالیت این آنزیم در ارقام رطبی و فلیم‌سیدلس که به دلیل دارا بودن سطح بالایی از سایر شاخص‌های تحمل به گرما از قبیل محتوای کلروفیل کل، کلروفیل b، نسبت Fv/Fm، فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز و مقدار کمترفلورسانس کلروفیل آغازین (F0)، نسبت به سایر ارقام تحمل بیشتری در مقابل گرما داشتند قابل توجیه است. اما هم‌سطح بودن فعالیت این آنزیم در رقم یاقوتی با رقم رطبی که نسبتاً به گرما متحمل است و حتی بالاتر بودن فعالیت آن در رقم یاقوتی نسبت به رقم فلیم‌سیدلس که یک رقم متحمل به گرما است قابل تأمل است.

شاید افزایش آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در رقم یاقوتی یکی از روش‌های دفاعی این رقم در مقابل تنش گرمایی باشد اما پایین بودن سایر شاخص‌های تحمل به گرما در این رقم که تحمل به گرمای آن را نسبت به دو رقم فلیم‌سیدلس و رطبی زیر سوال می‌برد می‌تواند به خاطر صدمه دیدن ماشین فتوسنتزی در کلروپلاست برگ‌های این رقم باشد بطوریکه پایین بودن Fv/Fm در این رقم می‌تواند مؤید این موضوع باشد (جدول ۲). زیرا گزارش شده

است که گرمای بالای ۴۰ درجه سلسیوس به دلیل آسیب رساندن به یکپارچگی عملگرای ماشین فتوسنتزی در کلروپلاست موجب کاهش شدید فتوسنتز می‌شود (Zsofi *et al*., 2009).

در نهایت، مشخص شد که ارقام فلیم‌سیدلس و رطبی نسبت به سایر ارقام از تنش گرما صدمه کمتری دیدند. بعبارت دیگر رقم فلیم‌سیدلس و پس از آن تاک‌های رطبی بیشتر از سایرارقام واجد شاخص‌های فیزیولوژیک و بیوشیمیایی تحمل به تنش گرما از قبیل محتوای زیاد کلروفیل b، کلروفیل کل، نسب Fv/Fm، فعالیت بالای آنزیم‌های پراکسیداز و بعد از آن آنزیم کاتالاز و مقدار کمتر فلورسانس آغازین (F_0) بودند. این صفات نقش مهمی در تحمل تنش گرمایی در ارقام این پژوهش داشتند.

البته این نتایج مربوط به تنش گرمای شدید بود، امکان دارد که واکنش این ارقام در مقابل تنش گرمای متوسط (درجه حرارت ۴۰ درجه سلسیوس) متفاوت باشد. بنابراین توصیه می‌شود که در مطالعات تکمیلی واکنش این ارقام در شرایط تنش گرما متوسط نیز مورد بررسی قرار گیرد.

نتایج بررسی های فیزیولوژیکی در این پژوهش همخوانی بسیار زیادی با نتایج بررسی‌های صفات باغی برای همین ارقام در شرایط تنش گرما منطقه داراب داشت. یعنی در پژوهش انجام شده در داراب در شرایط تنش گرمای آن منطقه صفات باغی همین شش رقم انگور بررسی شدند و نتایج آن نشان داد که ارقام رطبی، فلیم سیدلس و تا حدودی پرلت با تولید عملکرد بالا سازگاری خوبی به شرایط گرمای منطقه داشتند (Karami*et al*., 2016). بررسی صفات فیزیولوژیکی در پژوهش حاضر (انجام شده در قیر) نیز دقیقاً این ارقام را واجد صفات فیزیولوژیکی تحمل به گرما نشان داد. بنابراین نتایج این پژوهش قابلیت بررسی صفات فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان برای تعیین و غربالگری ارقام متحمل به تنش گرما را تأیید کرد.

سپاسگزاری

بدین وسیله از جناب آقای مهندس فرهاد نیکبخت مسئول محترم آزمایشگاه بخش علوم باغبانی دانشگاه شیراز و مسئولین محترم بخش تحقیقات علوم زراعی و باغی مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان فارس که در انجام این پژوهش با بنده همکاری نمودند تشکر و قدردانی می‌شود.

References

Almeselmani, M., Deshmukh, P. S., Sairam, R. K., Kushwaha, S. R., and Singh, T. P. 2006. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. Plant Science 171: 382-388.

Björkman O., andDemmig, B. 1987. Photon yield of O2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origin.Planta170: 489-504.

Carvalho, L. C., Coito, J. L., Colaco, S., Sangiogo, M., and Amansio, S. 2015a. Heat stress in grapevine: The pors and Cons of Acclimation. Plant Cell Environment 338: 777-789.

Carvalho, L. C., Vidigal, P., and Amansio, S. 2015b. Oxidative stress homeostasis in grapevine (*Vitis vinifera* L.). Frontiers in Environmental Science. doi: 10.3389/fenvs.2015.00020.

Chance, B., and Maehly, C. 1955. Assay of catalase and peroxidases. Methods Enzymology 11: 764-775.

Choudhury, S., Panda, P., Sahoo, L., and Panda, S. K. 2013. Reactive oxygen species signaling in plants under abiotic stress.Plant Signal Behavior. 8,e 23681.

Condolfi-Vasconcelos, M. C., and Koblet, W. 1991. Influence of partial defoliation on gas exchange parameters and chlorophyll content of field-grown grapevines-Mechanisms and limitations of compensation capacity. Vitis 30: 129-141.

DeEll J. R., and Toivonen, P. M. A. 2003. Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology. Springer Science and Business Media New York. 259 pp.

DeOrduna, R. M. 2010. Climate change associated effects on grape and wine quality and production. Food Research International 43: 1844-1855.

Giannopolitis, C. N., and Ries, S. K. 1977. Superoxide dismutases occurrence in higher plants. Plant Physiology 59: 309-314.

Greer D. H., and Weston C. 2010. Heat stress affects flowering, berry growth, sugar accumulation and photosynthesis of *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines grown in a controlled environment. Functional Plant Biology 37: 206-214.

Gunes, A., Soylemezoglu, G., Inal, A., Bagci, E. G., Coban, S., and Sahin, O. 2006. Antioxidan and stomatal responses of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to boron toxicity. Scientia Horticulturae 110: 279-284

He, Y., Liu, Y., Cao, W., Huai, M., Xu, B., and Huang, B. 2005. Effects of salicylic acid on heat tolerance associated with antioxidant metabolism in kentucky bluegrass. Crop Science 45: 988-995.

Hendry, G. A. F., and Price, A. H. 1993. Stress indicators: chlorophylls and carotenoids. Pp. 148-152. In: Hendry, G. A. F. and Grime, J. P. (eds.). Methods in Comparative Plant Ecology. Chapman & Hall, London.

Hiscox J. D., and Israelstam, G. F. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. Canadian Journal of Botany 57: 1332-1334.

Jones, G. V., White, M. A., Cooper, O. R., and Storchmann, K. 2005. Climate change and global wine quality.Climate Change 73: 319-343

Kadir, S. 2006. Thermostability of photosynthesis of *Vitisaestivalis* and *V. vinifera*. Journal of the American Society for Horticultural Science 131 (4): 476-483.

Kadir, S., Von Weihe, M., and Al-Khatib, K. 2007. Photochemical efficiency and recovery of photosystem II in grapes after exposure to sudden and gradual heat stress. Journal of the American Society for Horticultural Science 132 (6): 743-769.

Karami, M. J., Fardinnegad, M. R., andTavakoli, A. R. 2016. Comparison of grapevine cultivars under semi-warm climate condition of Darab region. Pp. 245. In: Proceeding of the 9th Iranian Horticultural Science Congress. (in Persian).

Karami, M. J., Eshghi, S., and Tafazoli, E. 2017a. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in Yaghooti grapevine under heat stress conditions in greenhouse and vineyard. Iranian Journal of Horticultural Science and Technology 18: 237-250.

Karami, M. J., Eshghi, S. and Tafazoli, E. 2017b. Study on physiological responses and adaptation of some grapevine cultivars against sever heat stress condition in south of Fars province. Iranian Journal of Horticultural Science 48: 161-174.

Keller, M. 2015. The science of grapevine: anatomy and physiology. 2nd Edition. Academic Press. 522 pp.

Kitajima, M., and Butler, W. L. 1975. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. Biochimica et Biophysica Acta 376 (1): 105-115.

Kitao, M., Lei, T. T., Koike, T., Tobita, H., and Maruyama Y. 2000. Susceptibility to photo-inhibition of three deciduous broad leaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. Plant, Cell & Environment 23: 81-89.

Koyama, K., Ikeda, H., Poudel, P. R., and Goto-Yamamoto, N. 2012. Light quality affects flavonoid biosynthesis in young berries of Cabernet Sauvignon grape. Phytochemistry 78: 54-64.

Lang, N. S., Wample, R. L., Smithyman, R., and Mills, L. 1998. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in blackleaf-affected concord leaves. American Journal of Enology and Viticulture 49 (4): 367-374.

Lin, Z., Peng, C., Lin, X., Xu, G., and Zhang, J.2005. Thermostability of photosynthesis in two new chlorophyll b-less rice mutants. Science in China Series *C* Life Sciences 48: 139-147.

Lu, P., Sang, W. S., and Ma, K. 2008. Differential responses of the activities of antioxidant enzymes to thermal stresses between tow invasive eupatorium species in China. Journal of Integrative Plant Biology 50: 393-401.

Morales, D., Rodriguez, P., Dellamico, J., Nicolas, E., Torrecillas, A., and Sanchez-Blanco M. J. 2003. High-temperature preconditioning and thermal shock imposition affects water relations, gas exchange and root hydraulic conductivity in tomato. Biologia Plantarum 47: 203-208.

Mori, K., Goto-Yamamoto, N., Kitayama, M., and Hashizume, K. **2007.** Loss of anthocyanins in red-wine grape under high temperature. Journal of Experimental Botany 58: 1935-1945.

Moutinho-Pereira, J., Magalh~aes, N., Gonc_Alves, B., Bacelar, E., Brito, M., and Correia, C. 2007. Gas exchange and water relations of three *Vitisvinifera* L. cultivars growing under Mediterranean climate. Photosynthetica 45: 202-207.

Nakano, Y., and Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant Cell Physiology 22: 867–880.

Rienth, M., Torregrosa, L., Sarah, G., Ardisson, M., Brillouet, J. M., and Romieu, C. 2016. Temperature desynchronizes sugar and organic acid metabolism in ripening grapevine fruits and remodels their transcriptome. BMC Plant Biology 16: 164. DOI 10.1186/s12870-016-0850-0.

Sairam, R. K., Srivastava, G. C. and Saxena, D. C. 2000. Increased antioxidant activity under elevated temperatures, a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. Biologia Plantarum 43: 245-251.

Salazar-Parra, C., Aguirreolea, J., Sanchez-Diaz, M., Irigoyen, J. J., and Morales, F. 2010. Effects of climate change scenarios on Tempranillo grapevine (*Vitis vinifera* L.) ripening: response to a combination of elevated CO_2 and temperature, and moderate drought. Plant Soil 337: 179-191.

Salvucci, M. E., and Crafts-Brandner, S. J. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: The activation state of rubisco as a limiting factor in photosynthesis. Physiolgia Plantarum 120: 179-186

Sato, Y., Murakami, T., Funatsuki, H., Matsuba, S., Saruyama, H., and Tanida, M. 2001. Heat shock-mediated APX gene expression and protection against chilling injury in rice seedlings. Journal of Experimental Botany 52: 145–151.

Schultz, H., 2000. Climate change and viticulture: A European perspective on climatology, carbon dioxide and UV-B effects. Australian Journal of Grape and Wine Research 6: 2-12.

Shoaf, T. W., and Lium, B. W. 1976. Improved extraction of chlorophyll a and b from algae using dimethyl sulfoxide-limnol. Oceanography 21: 926-928.

Spayd, S. E., Tarara, J. M., Mee, D. L., and Ferguson, J. C. 2002. Separation of sunlight and temperature effects on the composition of *Vitis vinifera* cv. Merlot berries. American Journal of Enology and Viticulture 53: 171-182.

Tanaka, K. 1994. Tolerance to herbicides and air pollutants. Pp. 365-378. In: Foyer, C. H., and Mullineaux, P. M. (eds.). Causes of photoxidative stress and amelioration of defense systems in plants. CRC Press, Boca Raton.

Wise, P. R., Olson, A. J., Schrader, S. M., and Sharkey, T. D. 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. Plant, Cell and Environment 27: 717-724.

Xu, H., G. Liu, G. Liu, B. Yan, W. Duan, L. Wang, and Li, S. 2014. Comparison of investigation methods of heat injury ingrapevine (*Vitis*) and assessment to heat tolerance in different cultivars and species. BMC Plant Biology 14: 156–165.

Zsofi, Z., Varadi, G., Balo, B., Marschall, M., Nagy, Z., and Dulai, S. 2009. Heat acclimation of grapevine leaf photosynthesis: mezo-and macroclimatic aspects. Functional Plant Biology 36: 310-322.